Publicación Electrónica
ASOCIACIÓN PALEONTOLÓGICA ARGENTINA

www.peapaleontologica.org.ar

Primeros registros palinológicos para Sudamérica afines a *Pontederia* L., *Gleditsia* L. y *Parkinsonia* L. en la Formación Palo Pintado, Mioceno de Salta, Argentina

LILIA RENÉ MAUTINO[1]
SILVINA SUSANA GARRALLA[1]

1. Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, y Universidad Nacional del Nordeste (CECOAL-CONICET-UNNE). Ruta 5, km 2,5, 3400 Corrientes, Corrientes, Argentina.

Recibido: : 20 de julio 2020 - **Aceptado:** 15 de octubre 2020 - **Publicado:** 21 de abril 2021

Para citar este artículo: Lilia René Mautino y Silvina Susana Garralla (2021). Primeros registros palinológicos para Sudamérica afines a *Pontederia* L., *Gleditsia* L. y *Parkinsonia* L. en la Formación Palo Pintado, Mioceno de Salta, Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 21 (1): 1–17.

Link a este artículo: http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.15.10.2020.333

ISSN 2469-0228

Asociación Paleontológica Argentina
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires
República Argentina
Tel/Fax (54-11) 4326-7563
Web: www.apaleontologica.org.ar

Pe APA Publicación Electrónica
ASOCIACIÓN PALEONTOLÓGICA ARGENTINA
Año 2021 - 21(1): 1–17
ARTÍCULO

PRIMEROS REGISTROS PALINOLÓGICOS PARA SUDAMÉRICA AFINES A *PONTEDERIA* L., *GLEDITSIA* L. Y *PARKINSONIA* L. EN LA FORMACIÓN PALO PINTADO, MIOCENO DE SALTA, ARGENTINA

LILIA RENÉ MAUTINO[1] Y SILVINA SUSANA GARRALLA[1]

[1]Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, y Universidad Nacional del Nordeste (CECOAL-CONICET-UNNE). Ruta 5, km 2,5, 3400 Corrientes, Corrientes, Argentina. *liliamautino@yahoo.com.ar*; *silgabe2@yahoo.com.ar*

LRM: https://orcid.org/0000-0002-2639-8550; **SSG:** https://orcid.org/0000-0002-5932-5235

Resumen. Se propone la enmienda del género *Margocolporites* y tres nuevas especies fósiles con sus afines actuales provenientes de la Formación Palo Pintado del Mioceno tardío, en la provincia de Salta, Argentina. Ellas son: *Parihiatus aquaticus* sp. nov. (*Pontederia* spp., Pontederiaceae), *Margocolporites gleditsioides* sp. nov. (*Gleditsia amorphoides*, Fabaceae) y *Margocolporites constrictus* sp. nov. (*Parkinsonia aculeata*, Fabaceae). A partir del análisis del registro fósil en el lapso Cretácico–Pleistoceno, se desprende que las nuevas especies constituyen para Sudamérica las primeras citas de polen afín a *Pontederia*, *Gleditsia* y *Parkinsonia* en el intervalo mencionado. Los antecesores de *Pontederia* spp., *Gleditsia amorphoides* y *Parkinsonia aculeata* ya integraban, en el Mioceno de la región, las paleocomunidades acuáticas, palustres y de bosques higrófilos y/o en galería. Se deduce también que las nuevas especies fósiles ocupaban la misma área de distribución nativa que las actuales. Este trabajo aporta consideraciones paleobiogeográficas y una actualización de la paleoflora del noroeste argentino, acrecentando el conocimiento de la historia evolutiva de las Fabaceae y Pontederiaceae.

Palabras clave. Polen fósil. *Pontederia. Gleditsia*. *Parkinsonia*. Mioceno. Argentina.

Abstract. FIRST PALYNOLOGICAL RECORDS FOR SOUTH AMERICA RELATED TO *PONTEDERIA* L., *GLEDITSIA* L., AND *PARKINSONIA* L. FROM THE PALO PINTADO FORMATION, MIOCENE OF SALTA, ARGENTINA. The amendment of the genus *Margocolporites* and three new fossil species with their extant relatives from the late Miocene Palo Pintado Formation, in the province of Salta, Argentina, are proposed. They are *Parihiatus aquaticus* sp. nov. (*Pontederia* spp., Pontederiaceae), *Margocolporites gleditsioides* sp. nov. (*Gleditsia amorphoides*, Fabaceae) and *Margocolporites constrictus* sp. nov. (*Parkinsonia aculeata*, Fabaceae). From the analysis of the fossil record in the Cretaceous–Pleistocene period, it is deduced that the new species constitute the first pollen records related to *Pontederia, Gleditsia* and *Parkinsonia* in the mentioned interval for South America. The ancestors of *Pontederia* spp., *Gleditsia amorphoides* and *Parkinsonia aculeata* already formed the aquatic, marsh and hygrophilous and/or gallery forest paleocommunities during the Miocene in the region. It is deduced that these new fossil species occupied the same native range as their extant representatives. This work provides paleobiogeographic considerations and an update on the paleoflora of northwestern Argentina, increasing the knowledge of the evolutionary history of the Fabaceae and Pontederiaceae.

Key words. Fossil pollen. *Pontederia*. *Gleditsia*. *Parkinsonia*. Miocene. Argentina.

La Formación Palo Pintado alberga una vasta cantidad de fósiles representados por impresiones de hojas, frutos de angiospermas, frondes de helechos, leños, interacciones planta-insecto, palinomorfos, restos de bivalvos, escamas y vértebras de peces, escamas de tortuga, restos de *Caiman* Spix, 1825 y mamíferos (Anzótegui y Cuadrado, 1996; Acevedo *et al*., 1997, 1998; Anzótegui, 2006; Lutz y Martínez, 2007; Mautino, 2007; Bona *et al*., 2014; Horn, 2014; Robledo, 2017; Anzótegui *et al*., 2019; Galli *et al*., 2019; Mautino *et al*., 2019; Robledo *et al*., 2020). Su riqueza polínica permite identificar nuevas citas para la paleoflora del norte de Argentina. En el presente trabajo se enmienda el género *Margocolporites* Ramanujan *ex* Srivastava *emend*. Pocknall y Mildenhall y se proponen tres nuevas especies fósiles (con sus afines actuales): *Parihiatus aquaticus* sp. nov. (*Pontederia* spp., Pontederiaceae), *Margocolporites gleditsioides* sp. nov. (*Gleditsia amorphoides* (Grisebach) Taubert, Fabaceae) y *Margocolporites constrictus* sp. nov. (*Parkinsonia aculeata* L., Fabaceae). A fin de comprender la historia de los géneros a los que son afines las citadas nuevas especies, *Pontederia* L., *Gleditsia* L. y *Parkinsonia* L., se realiza una revisión de su registro paleobotánico a nivel mundial en el lapso Cretácico–

Pleistoceno, como así también se brindan sus características, distribución actual y consideraciones paleobiogeográficas.

Pontederiaceae es una pequeña familia de monocotiledóneas constituida por dos géneros y alrededor de 45 especies, de distribución pantropical y subtropical. Sus especies se concentran principalmente en el continente americano, siendo Sudamérica y particularmente Brasil con 24 especies el centro de mayor diversidad (Graham y Barrett, 1995; Hernández, 2007; Pellegrini *et al.*, 2018; Sousa *et al.*, 2018). Son plantas hidrófitas o acuáticas de hábitos herbáceos, anfibios o flotantes (Barrett y Graham, 1997; Pellegrini *et al.*, 2018). El género *Pontederia* tiene un registro fósil representado por polen, hojas, semillas y tallos que comienza en el Cretácico y continúa en el Cenozoico

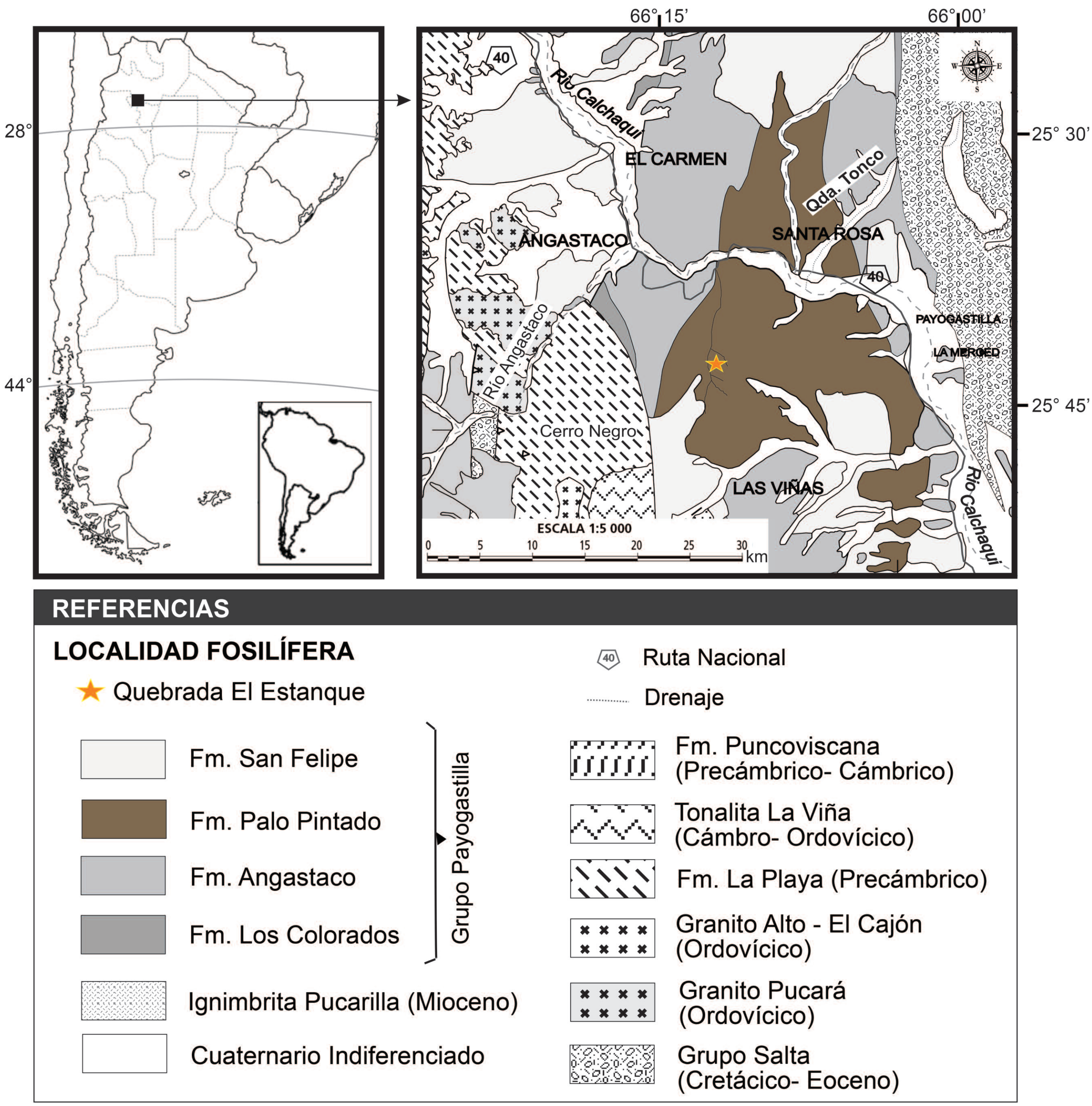


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio. Tomado y modificado de Galli *et al.* (2011). Abreviaturas: **Fm.**, Formación.

(Friis *et al.*, 2011). Para Argentina no se conocen fósiles vinculados a dicho género y esta constituye la primera cita.

Las Fabaceae son una de las familias más grandes de las eudicotiledóneas, de distribución cosmopolita y representada por aproximadamente 766 géneros y 19.580 especies. Forman parte de casi todos los biomas del mundo, en distintos hábitats y dominan los bosques secos y las sabanas a lo largo de los trópicos. Tienen hábitos variados ya que pueden ser árboles, arbustos, subarbustos, lianas y hierbas, ocasionalmente acuáticas (Wojciechowski, 2003; Lewis *et al.*, 2005; Angiosperm Phylogeny Group, 2016; DRYFLOR, 2016). Su registro fósil es extenso y está constituido por impresiones de hojas, frutos e inflorescencias, palinomorfos y leños (Raven y Polhill, 1981; Herendeen, 1992; Herendeen *et al.*, 1992; Lavin *et al.*, 2005; Franco y Brea, 2010, 2013; Pujana *et al.*, 2011; Mautino y Anzótegui, 2014; entre otros).

El género *Gleditsia* comprende árboles y arbustos con amplia distribución en todo el mundo (Lewis *et al.*, 2005). Tiene un registro fosilífero que comienza en el Mioceno en América y Asia (Herendeen *et al.*, 1992; Schnabel *et al.*, 2003). En Sudamérica, particularmente en Argentina, solo se citan dos leños del Neógeno (Martínez y Rodríguez-Brizuela, 2011; Franco y Brea, 2013). Por otra parte, *Parkinsonia* que reúne árboles y arbustos, es nativa del continente americano (Lewis *et al.*, 2005) y no posee registro fósil hasta el momento.

MARCO GEOLÓGICO

La Formación Palo Pintado forma parte del Grupo Payogastilla, el cual está integrado de base a techo por las formaciones Los Colorados, Angastaco, Palo Pintado y San Felipe. Este grupo tiene más de 6.000 m de espesor acumulados en una cuenca de antepaís cenozoica (Eoceno al Plioceno). La Formación Palo Pintado se encuentra ubicada geográficamente en el centro-sur de la provincia de Salta, aflorando sobre ambos márgenes del río Calchaquí en el valle homónimo (Galli *et al.*, 2011) (Fig. 1).

Los depósitos sedimentarios estudiados en el presente trabajo se encuentran ubicados entre los 25° 41′ 01″ S; 66° 07′ 55″ O y los 25° 40′ 59″ S; 66° 05′ 49″ O, aproximadamente a 200 km al suroeste de la ciudad de Salta. La citada formación se depositó durante el Mioceno tardío, entre los 10,29±0,11 Ma (K/Ar en depósito de toba) (Galli *et al.*, 2008) y los 5,27±0,28 Ma (U-Pb en circón; Coutand *et al.*, 2006) y posee un espesor aproximado de 700 a 1.200 m. Está constituida por ciclos grano y estrato-decrecientes de conglomerados soportados por matriz, que intercalan con areniscas cuarzosas y sublíticas medianas a finas, que culminan con niveles de limolitas verdes. El paleoambiente para esta unidad litológica fue interpretado como de sedimentación fluvial multicanalizado, con canales interconectados, permanentes y de alta sinuosidad, separados por islas estables (Galli *et al.*, 2008, 2019).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los palinomorfos analizados se encuentran en buen estado de preservación y provienen de las muestras obtenidas de un perfil estratigráfico de la Formación Palo Pintado, levantado en la localidad Quebrada del Estanque. Del perfil (±400 m) se obtuvieron más de 90 muestras sedimentarias que fueron procesadas en el laboratorio del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET-UNNE). Para la extracción del material polínico, se siguió el método convencional consistente en la eliminación de silicatos con ácido fluorhídrico y oxidación con ácido nítrico. El montaje final se realizó en glicerina-gelatina (Volkheimer y Melendi, 1976). Los preparados palinológicos obtenidos se encuentran depositados en la colección CTES-PMP (Corrientes-Preparados Micropaleontológicos), que pertenece a la Colección Paleontológica de la Universidad Nacional del Nordeste "Dr. Rafael Herbst". Las descripciones y mediciones se realizaron con un microscopio óptico compuesto Leica DM500 con cámara fotográfica incorporada ICC50 W. La terminología palinológica utilizada es la sugerida por Erdtman en Nilsson y Praglowski (1992) y por Punt *et al.* (2007), entre otros.

Con el objeto de lograr las afinidades botánicas se comparó el material fósil con el actual a partir de preparados de referencia procedentes de la PAL-CTES (Palinoteca de la Universidad Nacional del Nordeste) y de la bibliografía específica. En el caso de la familia Pontederiaceae se acepta la revisión de Pellegrini *et al.* (2018), que consideran a *Eichhornia* Kunth como subgénero de *Pontederia*.

En la obtención de los datos y confección de los mapas de la distribución actual de *Gleditsia amorphoides, Parkinsonia aculeata* y *Pontederia* spp. se utilizaron datos de Stevens (2001), Fabricante y Feitosa (2010), GBIF (2019) y CABI (2019).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

División POLLENITES Potonié, 1893
Subturma DICOLPATES Erdtman, 1947

Género ***Parihiatus*** Phillips y Félix, 1972

Especie tipo. *Parihiatus incomptus* Phillips y Félix, 1972. Luisiana, Estados Unidos de América; Cenomaniano.

Parihiatus aquaticus sp. nov.
Figura 2.1–2.3

IFPNI urn:idName:fossilplants.info:species:C6EDDBE7-47D4-B0B6-E30A-625BD9FF6F65
PFN002485 urn:lsid:plantfossilnames.org:act:2485

Derivación del nombre. El epíteto específico alude al ambiente acuático dulceacuícola en el cual viven los afines actuales.

Diagnosis. *Pollen grains heteropolar, medium size, oblate. Disulcated. Exine tectate, columellate. Tectum scabrate-areolate or subareolate.*

Diagnosis. Granos de polen heteropolares, de tamaño mediano, oblatos. Disulcados. Exina tectada, columelada. Tectum escabrado-areolado a subareolado.

Material tipo. Holotipo, CTES-PMP 1721a: 139/21,5. Paratipo, CTES-PMP 1970a: 148,3/23,9.

Material referido. CTES-PMP 1969b: 48/13,2; 1721a: 140/13,8; 1715a: 139/6; 16/26; 12,4/22.

Descripción. Granos de polen heteropolares, de 18–28 µm de eje polar y 38–45 µm de diámetro ecuatorial, tamaño mediano, oblatos. Disulcados, sulcos ecuatoriales o subecuatoriales, dispuestos uno de cada lado, con márgenes definidos. Sulcos abiertos o cerrados y solapados. Exina tectada de 1,5 a 2 µm de espesor (sexina de 1 a 1,5 µm; nexina de 0,5 µm), columelada. Tectum escabrado-areolado a subareolado. Las areolas son de forma variables circulares a poligonales y están separadas por hendiduras que dan un aspecto de suave retículo.

Observaciones. De la comparación de *Parihiatus aquaticus* sp. nov. con *Parihiatus incomptus* del Cretácico de Estados Unidos de América (Phillips y Félix, 1972) se observa que comparten la presencia de dos aperturas opuestas y la exina estratificada. *Parihiatus incomptus* se diferencia porque tiene un menor tamaño de los granos (24–36 µm), mayor espesor de la nexina (0,8 a 1,8 µm) y sulcos largos que pueden dividir al grano en dos mitades, a veces se presentan con los extremos rotos.

Dicolpopollis hockelii Pflanzl del Eoceno tardío a Mioceno de Alemania (Pflanzl, 1956) se diferencia porque tiene forma prolata (con uno de los polos aplanados y el otro redondeado, en forma de hacha) y por la ornamentación de la exina, densamente granulada.

Pontederia sp. del Cretácico Tardío y Paleógeno de Estados Unidos de América (Tschudy, 1961), exhibe cierta similitud a la nueva especie de este trabajo en la escultura de la exina (juzgado a partir de una ilustración), difiere por la presencia de un sulco largo que divide al grano en dos mitades, rasgo no observado en *Parihiatus aquaticus* sp. nov.

Wodehouse (1932) menciona la presencia de granos de polen afines a *Pontederia cordata* L. en rocas del Eoceno de la Formación Green River también en Estados Unidos de América, aunque no presenta descripción ni ilustración. Por último, polen del Mioceno temprano de Polonia, afín a *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms fue dado a conocer por Macko (1957) quien señala su similitud al polen actual. Sin embargo, la descripción es incompleta y las fotos poco claras. Por otra parte, numerosos estudios palinológicos de las especies actuales dan cuenta de que *Parihiatus aquaticus* sp. nov. comparte algunas características morfológicas con varias especies del género *Pontederia* (*P. azurea* Swartz, *P. cordata*, *P. crassipes* Martius, *P. rotundifolia* L. y *P. subovata* (Seubert) Lowden) Pontederiaceae, citadas para Argentina según Zuloaga *et al.* (2008) (Tab. 1). Las descripciones palinológicas de *Pontederia* muestran discrepancias con respecto al tipo apertural, forma y polaridad. Es así que una misma especie fue descripta como mono o disulcada o colpada (aperturas latitudinales o meridionales, respectivamente), de forma oblata o prolata, isopolar, heteropolar o apolar (Perveen, 1999; Fagúndez, 2003; Salgado, 2006; García-Murcia, 2011; El-Amier, 2015; Ybert *et al.*, 2017). Ressayre (2001), a partir del estudio de la microsporogénesis de *Pontederia cordata* y de *Eichhornia paniculata*, esclarece el tipo de aperturas y determina que los granos maduros de las Pontederiaceae son oblatos, disulcados y que estas aperturas, enfrentadas y paralelas se sitúan en el plano ecuatorial o eje más largo del grano de polen. De igual modo, Pellegrini *et al.* (2018) confirman la condición disulcada para los granos de polen de la familia. En consecuencia, los

afines actuales de *Parihiatus aquaticus* sp. nov. son de forma oblata, con aperturas ecuatoriales disulcadas.

Su afinidad botánica corresponde a *Pontederia azurea*, *Pontederia cordata*, *Pontederia crassipes*, *Pontederia rotundifolia* y *Pontederia subovata*, Pontederiaceae.

Los registros paleobotánicos afines a *Pontederia* se ubican,

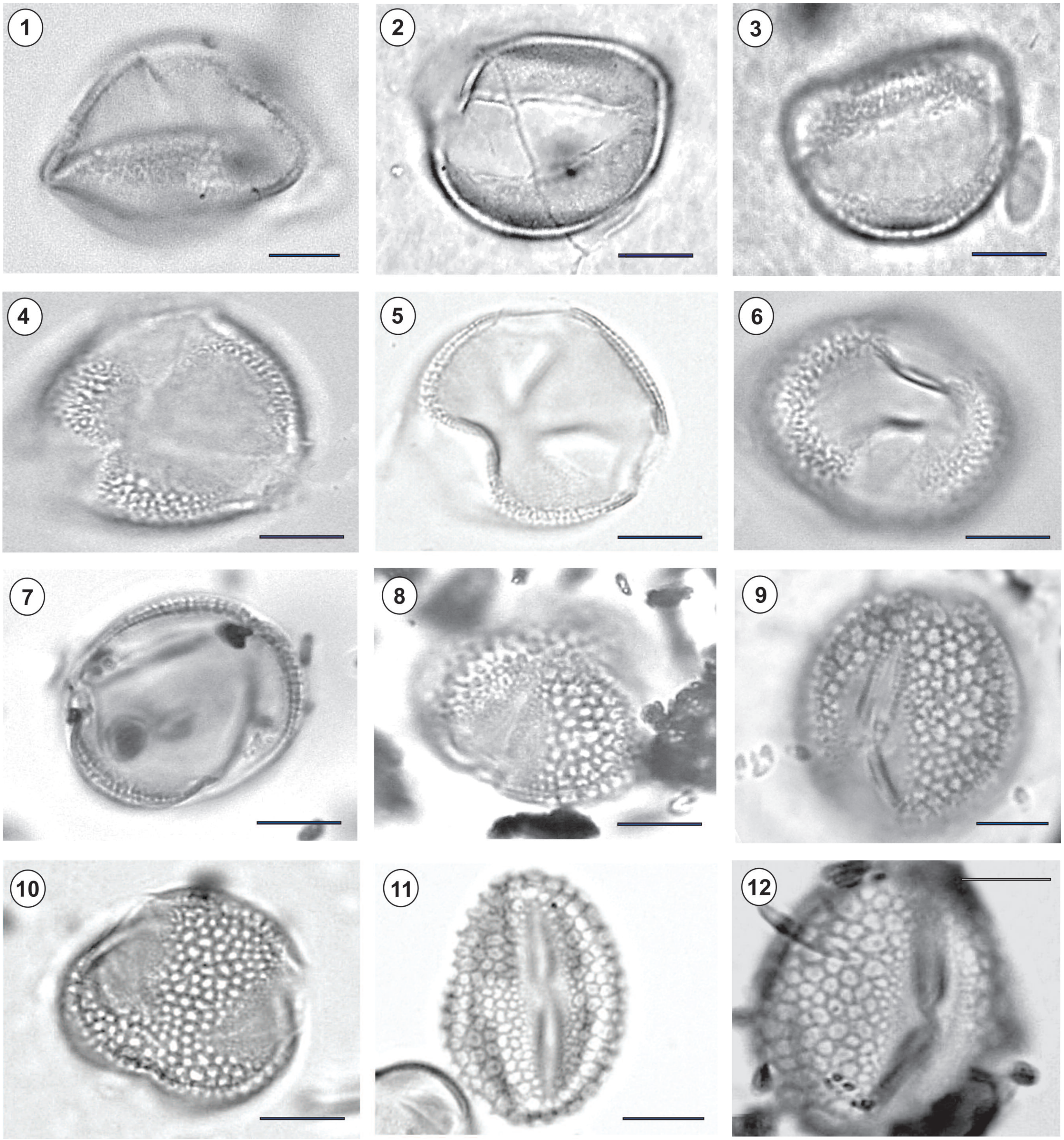


Figura 2. 1–3, ***Parihiatus aquaticus*** sp. nov.; **1,** vista ecuatorial, **CTES-PMP 1721a: 139/21,5**; **2,** vista ecuatorial, **CTES-PMP 1970a: 148/23,9**; **3,** vista ecuatorial, **CTES-PMP 1721a: 140/13,8**; **4–7,** ***Margocolporites gleditsioides*** sp. nov.; **4,** vista polar, **CTES-PMP 1967d: 141,2/10,3**; **5,** vista polar, exina en corte óptico, **CTES-PMP 1967d: 141,2/20,3**; **6,** vista ecuatorial foco superior y detalle de la apertura**, CTES-PMP 1721a: 144/10,5**; **7,** vista general en corte óptico, **CTES-PMP 2033a: 140,8-16,8**; **8–12,** ***Margocolporites constrictus*** sp. nov.; **8,** vista general del grano, foco superior, **CTES-PMP 1711a: 132/18**; **9,** vista ecuatorial, **CTES-PMP 1711: 132/18**; **10,** vista polar, **CTES-PMP 1697d: 150/11,8**; **11,** vista ecuatorial, **CTES-PMP 1967b: 146,5/11,5**; **12,** vista ecuatorial, **CTES-PMP 2044: 143/15,2**. Escala= 10 µm.

TABLA 1 - Comparación entre las principales características palinológicas de *Parihiatus aquaticus* sp. nov. y especies actuales afines.

Especie fósil	Especie actual		Tamaño de los granos (µm)	Forma y polaridad	Apertura	Exina
Parihiatus aquaticus			P 18–28 E 38–45 (M)	Oblatos, heteropolares	Disulcados. Sulcos opuestos, ecuatoriales a subecuatoriales. A veces abiertos.	1,5–2 µm (sexina 1–1,5 µm; nexina 0,5 µm), tectada-columelada, sexina y nexina bien diferenciadas, escabrada, areolada con aspecto de retículo suave.
	Eichhornia azurea	PAL-CTES Nº 1221	P 22 (32) 45 E 39 (56) 77 (G)	Oblatos, heteropolares	Disulcados, algunos zonisulcaods y monosulcados.	1,5–2 µm (sexina 1–1,5 µm; nexina 0,5 µm), tectada-columelada, escabrada con areolas que dan un aspecto de un suave retículo.
		Fagúndez (2003)	P 18 (24) 32 E 40 (54)65 (G)	Oblatos, heteropolares	Disulcados, sulcos a veces muy largos y continuos.	1,5–2 µm. Se adelgaza hacia aperturas, donde falta nexina, tectada subareolada, con columelas uniformes.
		García Murcia (2011)	P 59,9 (G) E 33,2	Prolatos, isopolares	Monosulcados.	2,5 µm, tectada, sexina no diferenciada de la nexina, columelas insconspicuas, psilada-escabrada.
		Ybert *et al.* (2017)	P 54 (42,1) 64,7 (G) E 33,9 (24,5) 45,1	Prolatos, isopolares	Dicolpados, colpos largos, posición meridiana, invaginados, márgenes estrechos.	S/D. Verrugosa, verrugas de tamaño variable, densamente dispuestas, formando un retículo negativo.
	Pontederia cordata	PAL-CTES Nº 1222, 1318	P 14 (29) 59 E 20 (36,6) 76 (G)	Oblatos, heteropolares	Disulcados.	1–2 µm (sexina 0,5 a 1,5 µm; nexina 0,5 µm), tectada, columelada, escabrada a microrreticulada.
		Fagúndez (2003)	P 17 (29) 24 E 33 (40,5) 55 (G)	Oblatos, heteropolares	Disulcados a zonisulculados.	1,5–2 µm sexina de igual espesor que la nexina, tectum subareolado.
		Salgado (2006)	P 20E 40 (M)	Oblatos, heteropolares	Monocolpados.	S/D. Tectada rugulada.
		Ybert *et al.* (2017)	P 16,9 (12,7) 23,5 E 25,3 (20,6) 34,3 (M)	Oblatos a suboblatos, heteroporales	Di-monocolpados, colpos largos y abiertos.	S/D. Espesa columelas indistintas, fosulada.
	Eichhornia crassipes	PAL-CTES Nº 7539	P 35 (42) 44 E 50 (59) 66	Oblatos, Heteropolares	Disulcados, monosulcados a zunisulcados.	2–2,2 µm (sexina 1,5–1,7 µm; nexina de 0,5 µm) tectada, columelada, areolada.
		El-Amier (2015)	P 50 (74,3) 87,5 (G) E 47,5 (58,6) 75	Prolatos, isopolares	Monosulcados.	S/D. Gruesa. Psilada-granulada.
		Fagúndez (2003)	P 21 (27,5) 38 E 52 (66) 70 (G)	Oblatos, heteropolares	Disulcados, sulcos a veces muy largos y continuos.	1,5–2 µm. Tectada, columelas uniformes, subareolada.
		García Murcia (2011)	P 63,4 (G) E 41	Prolatos, apolares	Monosulcados.	1,5 µm. Tectada, sexina indiferenciada de la nexina. Columelas insconspicuas, psilada a escabrada.
		Perveen (1999)	P 37,07 (39,25) 42,5 E 47,5 (51) 57,5 (G)	Oblatos, heteropolares	Mono o dicolpados.	2,25–2,52 µm. Tectada, sexina mayor o igual espesor que la nexina. Tectum areolado, areolas de tamaños variables.
		Salgado (2006)	P 27 E 65 (G)	Oblatos, heteropolares	Monocolpados.	Tectada, rugulada.
		Sardar *et al.* (2013)	P 29 (32,4) 34,2 E 29 (35) 45 (M)	Oblatos, heteropolares	Mono a dicolpados.	2,6 (4) 5,2 µm. Tectum areolado.
		Ybert *et al.* (2017)	P 56,8 (47) 67,6 (G) E 40,9 (32,3) 49	Prolatos a prolato esferoidales, isopolares	Dicolpados, colpos abiertos, posición meridiana.	S/D. Fina, columelas indistintas, microgranulosa, infra-microrreticulada.
	Pontederia rotundifolia	PAL-CTES Nº 1220	P 15–48 E 27–83 (G)	Oblatos, heteropolares	Disulcados en el ecuador o subecuatoriales.	1,5–2 µm (sexina 1 a 1,5 µm; nexina 0,5 a 1 µm). Tectada, columelada, escabrada a microreticulada.
	Pontederia subovata	PAL-CTES Nº 1239	P 22–68 E 32–78	Oblatos, heteropolares	Disulcados, sulcos en el ecuador o subecuatoriales.	1,5–2 µm. Tectada, subareolada.

Abreviaturas: **E,** Diámetro ecuatorial; **G,** Grande; **M,** Mediano; **P,** Eje polar; **S/D,** Sin datos.

entre los más antiguos, en el Turoniano de Israel con hojas de *Pontederites eichhornioides* Krassilov (afines a *Pontederia* sp. y *Eichhornia* sp.), coleccionada junto a *Potamogeton* L. y Araceae (Friis *et al.*, 2011). En el Campaniano de Egipto, se mencionan también hojas de *Pontederia* y de *Eichhornia* junto a otras plantas acuáticas (Friis *et al.*, 2011; Coiffard y Mohr, 2018). Para el Maastrichtiano de Canadá se describen palinomorfos afines a *Pontederia* (Jarzen, 1978). Sin embargo, Muller (1981) los relaciona a *Ovoidites ligneolus* (Potonié) Thomson y Pflug, especie tipo del género fósil *Ovoidites* Potonié (algas verdes).

La cita de polen más temprana y segura afín a *Pontederia* proviene de depósitos del Cretácico Tardío–Paleógeno de Estados Unidos de América (Tschudy, 1961) y del Eoceno en la Formación Green River (Wodehouse, 1932). Para el Terciario del mismo país, Hollick (1929) encuentra hojas de *Pontederites* sp., afín a la actual *Pontederia*, y *Pontederites thecoides* Hollick asignada con dudas a *Pontederia cordata*. En el Eoceno de la India, Patil y Singh (1978) describen tallos mineralizados con pecíolos y raíces de *Eichhornia*. Más tarde, Cook (1998) analiza la anatomía de estos fósiles y los encuentra similares al género *Monochoria* C. Presl. Para el Eoceno y Cenozoico tardío de Alemania se citan hojas y semillas semejantes a *Eichhornia* y *Monochoria* (Mai y Walther, 1978, 1985; Wilde, 1989). Para el Mioceno temprano de Polonia, Macko (1957) dio a conocer granos de polen afín a *Eichhornia paniculata* (Fig. 3).

Actualmente *Pontederia* comprende 26 especies de distribución Neotropical, en su gran mayoría son nativas del continente americano, no obstante a algunas especies de *Pontederia* subgénero *Monochoria* y de *Pontederia* subgénero *Eichhornia* se las encuentra en África, Australia y Asia (Pellegrini *et al.*, 2018). Las especies *Pontederia azurea*, *P. cordata*, *P. crassipes*, *P. rotundifolia* y *P. subovata* citadas para Argentina por Zuloaga *et al.* (2008), tienen una distribución que alcanza las costas del Río de la Plata, las provincias de Salta, Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Mendoza, Formosa, Misiones y Santa Fe. El área de distribución nativa de *P. crassipes* y *P. subovata* abarca Sudamérica; *P. cordata*, desde Canadá hasta Argentina; *P. azurea* y *P. rotundifolia*, en Centro y Sudamérica (Zuloaga *et al.*, 2008; CABI, 2019; GBIF, 2019). Estas especies llamadas indistintamente “camalotes” son hierbas anuales o perennes, acuáticas o hidrófitas de agua dulce, palustres a flotantes libres, viven en hume-

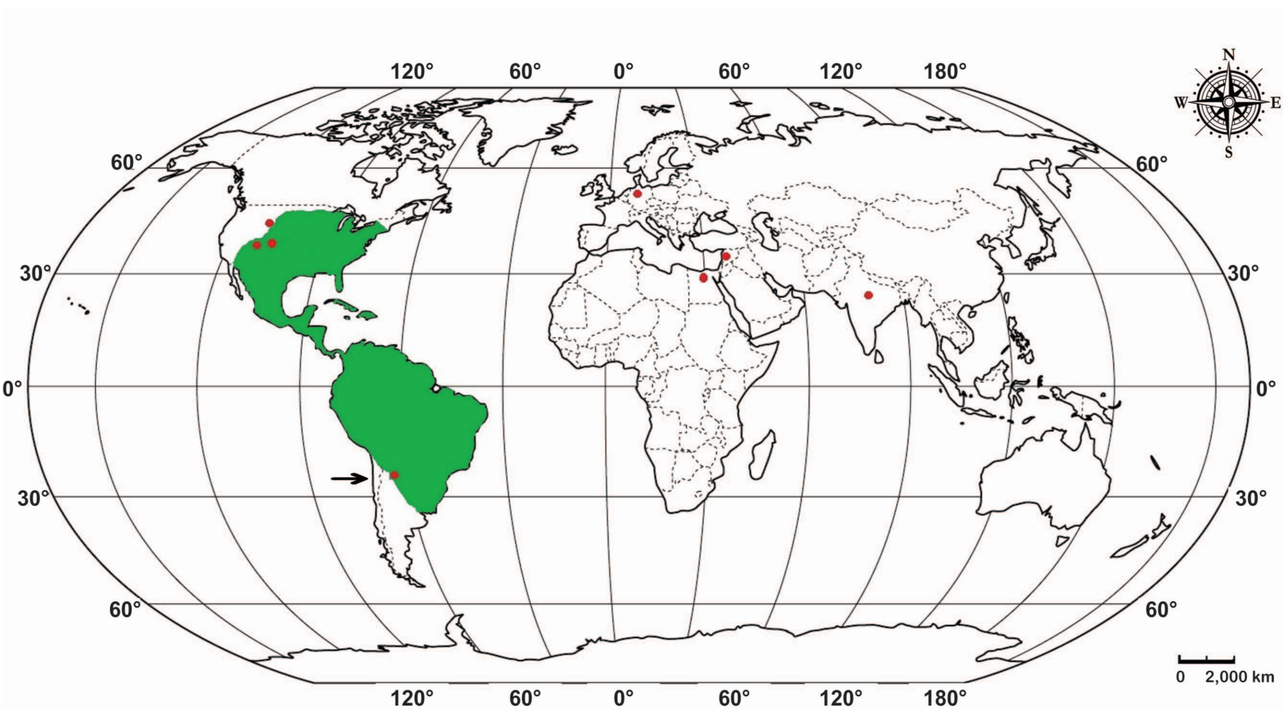


Figura 3. Mapa de la distribución actual de ***Pontederia azurea***, ***Pontederia cordata***, ***Pontederia crassipes***, ***Pontederia rotundifolia*** y ***Pontederia subovata*** (en verde) y registros paleobotánicos afines al género ***Pontederia*** (círculos en rojo). La flecha indica la ubicación de la localidad fosilífera.

dales y zonas bajas como bañados, bordes de lagunas, esteros y zanjas con agua más o menos permanente (Hernández, 2007). *Pontederia crassipes*, conocida comúnmente como "aguapé", forma parte de los embalsados y es muy conocida en el ecosistema del Iberá (Arbo *et al.*, 2002).

Distribución geográfica y estratigráfica. Provincia de Salta, localidad Quebrada del Estanque, Formación Palo Pintado (Mioceno tardío).

Clase TRICOLPORATAE Iversen y Troels-Smith, 1950

Género ***Margocolporites*** Ramanujan, 1966
ex Srivastava, 1969 *emend.*

Especie tipo. *Margocolporites tsukadae* Ramanujan, 1966 *ex* Srivastava, 1969. Tamil Nadu, India; Mioceno.

Emended diagnosis. *Pollen grains isopolar, radiosymetric, oblate to prolate. Tricolporate or tricolpor(oid)ate, colpus with apertural membrane and psilate, granular or microreticulate margo. Exine reticulate, retipilate, scabrate or psilate.*

Diagnosis enmendada. Granos de polen isopolares, radiosimétricos, oblatos a prolatos. Tricolporados o tricolpor(oid)ados, colpos con membrana apertural, margo psilado, granular o microrreticulado. Exina reticulada, retipilada, escabrada o psilada.

Observación. El género *Margocolporites* es enmendado para incluir a granos de polen con forma prolata y aperturas tricolpor(oid)adas.

Margocolporites gleditsioides sp. nov.
Figura 2.4–2.7

IFPNI urn:idName:fossilplants.info:species:07D39705-1D04-F771-353E-0C8794866196
PFN002486 urn:lsid:plantfossilnames.org:act:2486

2017 *Margocolporites* sp. – Mautino *et al.*, p. 63.
2019 *Margocolporites* sp. – Anzótegui *et al.*, p. 10.

Derivación del nombre. El nombre del epíteto específico alude a la afinidad botánica al género *Gleditsia* de las Fabaceae.

Diagnosis. *Pollen grains isopolar, radiosymmetric, medium-sized, oblate spheroidal to prolate spheroidal, subtriangular amb. Tricolporate, lalongate ora, long and broad colpus with margo and apertural membrane. Exine semitectate, reticulate, lumina larger in mesocolpia becoming smaller toward colpate margins.*

Diagnosis. Granos de polen isopolares, radiosimétricos, de tamaño mediano, oblatos esferoidales a prolato esferoidales, ámbito subtriangular. Tricolporados, ora lalongados, colpos largos y anchos con margo y membrana apertural. Exina semitectada, reticulada, lúmenes de mayor tamaño en los mesocolpios que disminuyen hacia los márgenes de los colpos.

Material tipo. Holotipo, 1721a: 144/10,5. Paratipo, 1967d: 141,2/10,3.

Material referido. CTES-PMP 1967a: 139,10/11,6; 143,8/10,3; 1967d: 146,2/9,4; 145,3/10,3; 143,3/14,3; 139,3/16,3; 1967c: 148,9/16,9; 143,9/14,5; 1711a: 138,3/10,9; 2033a: 140,8/16,8 y 145/12.

Descripción. Granos de polen isopolares, radiosimétricos, de 19–29 μm de eje polar y 18–26 μm de diámetro ecuatorial, tamaño mediano, oblatos esferoidales a prolatos esferoidales, ámbito subtriangular, con lados levemente convexos. Tricolporados, ora lalongados de 2,5–3 por 5 μm (alto por ancho), colpos largos y anchos (5–8 μm) que llegan a los polos delimitando un pequeño apocolpio (5–6 μm), margo psilado de ±1 μm, membrana apertural escabrada, mesocolpio de 15–17 μm. Exina semitectada, simplibaculada, reticulada, heterobrochada. El espesor de la exina es mayor en las áreas ecuatoriales (2,5–4 μm) y disminuye hacia las aperturas (1,5–2 μm). Muros sinuosos de ±0,5 μm, lúmenes de forma irregular (0,5–1,5 μm), disminuyendo desde los mesocolpios hacia los colpos.

Observaciones. La especie tipo *Margocolporites tsukadae* del Mioceno de la India comparte con *Margocolporites gleditsioides* sp. nov. la presencia de colpos anchos, margo, membrana apertural y exina reticulada, difiere en el mayor tamaño de los granos, espesor de la exina, forma lolongada de los ora y retículo homobrochado. *Dryadopollis minima* Barreda de la Formación Chenque (Mioceno) en la provincia de Chubut, Argentina, es similar en cuanto al tamaño de los granos, la presencia de colpos con membrana apertural y disminución del espesor de la exina hacia las aperturas (Barreda, 1997). No obstante, difiere por la forma subcircular de sus ora, menor espesor de la exina y por el diámetro de los lúmenes que disminuyen hacia los colpos y apocolpios.

Margocolporites sp., descripto por Jarzen *et al.* (2010) para el Grupo Alum Bluff del Mioceno medio de Estados Unidos de América, se asemeja por compartir los caracteres de colpos largos y anchos con membrana apertural y re-

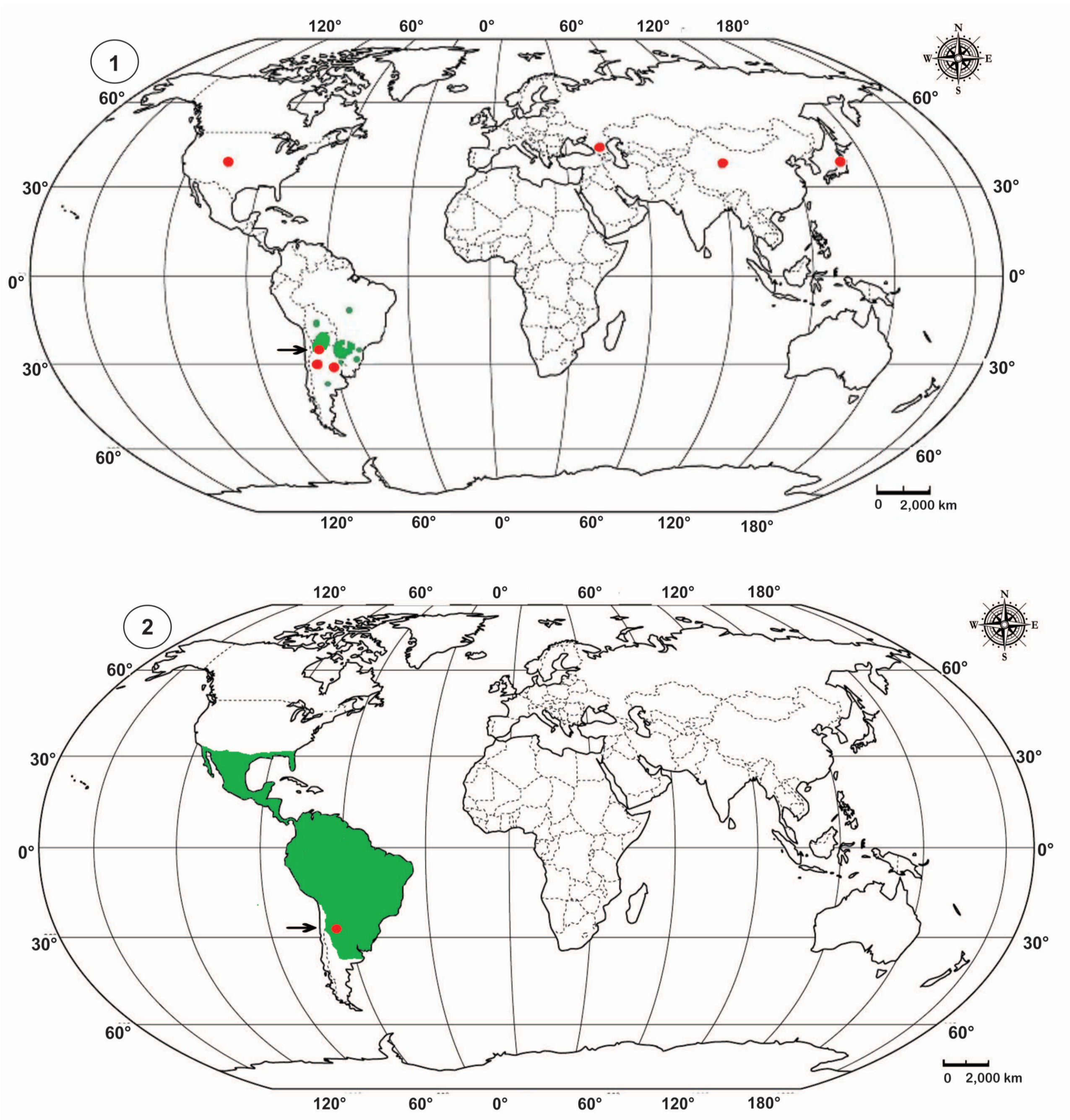


Figura 4. 1, Mapa de distribución actual de ***Gleditsia amorphoides*** (en verde) y de los registros paleobotánicos afines al género ***Gleditsia*** (círculos en rojo). La flecha indica la ubicación de la localidad fosilífera. **2,** Mapa de distribución actual de ***Parkinsonia aculeata*** (en verde). La flecha indica la ubicación de la localidad fosilífera.

tículo heterobrochado de muros sinuosos, difiere por el mayor tamaño de los granos, espesor del margo, poros indistintos y la disminución del diámetro de los lúmenes del retículo desde los mesocolpios hacia los polos. Si bien los autores expresan cierta similitud botánica al género *Gleditsia*, asignan a *Margocolporites* sp. una afinidad al género *Gordonia* Ellis (Theaceae). *Gleditsia* sp., descripto por Corbett (2004) también para el Mioceno medio de Alum Bluff, comparte con la nueva especie la presencia de membrana apertural, y difiere por el mayor tamaño de los granos, escultura reticulada estriada y aperturas tricolpadas. *Margocolporites cribellatus* Srivastava del Paleoceno de Estados Unidos de América, es

semejante por la forma oblata de los granos, ora lalongados, colpos largos con margo y membrana apertural, y difiere por el mayor espesor del margo y retículo homobrochado (Srivastava, 1972). *Retitricolporites* sp., ilustrada por Hekel (1972), del Cenozoico de Australia, se asemeja por la forma de los lúmenes y difiere por los colpos angostos y la ausencia de membrana apertural.

La comparación de esta nueva especie fósil con el polen actual de las Fabaceae, Salicaceae y Caprifoliaceae permite concluir que las Fabaceae y especialmente *Gleditsia amorphoides* (Flores y Sánchez, 2010; Fernández-Pacella *et al.*, 2013) es la especie que comparte la mayoría de los caracteres palinológicos (forma y tamaño de los granos, número y características de las aperturas y de la exina). Por lo tanto se establece afinidad botánica de la nueva especie a *Gleditsia amorphoides*, Fabaceae.

Los fósiles más antiguos relacionados al linaje de *Gleditsia* provienen del Eoceno de Norteamérica, aunque el género recién está bien documentado desde el Mioceno en América y Asia (Fig. 4.1). En general es escaso comparado con otros registros genéricos de angiospermas (Herendeen *et al.*, 1992; Schnabel *et al.*, 2003).

En Argentina se describen dos especies de leños: *Gleditsioxylon riojana* Martínez del Mioceno tardío–Plioceno temprano, de la Formación Toro Negro en la provincia de La Rioja y para el Plioceno–Pleistoceno de Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, se describe *Gleditsioxylon paramorphoides* Franco y Brea con afinidad a *Gleditsia amorphoides* (Martínez y Rodríguez-Brizuela, 2011; Franco y Brea, 2013).

Para el Mioceno de Estados Unidos de América, Graham (1999) solo cita polen de *Gleditsia*, y Schnabel *et al.* (2003) a leños y hojas de *Gleditsia montanenese* Prakash *et al.* y *Gleditsia columbranum* Prakash y Barghoorn, ambas con fuertes afinidades a *Gleditsia triacanthos* L. En Asia, se registra en el Mioceno de Japón un leño de *Gleditsioxylon palaeojaponicum* Müller-Stoll y Mädel (en Franco y Brea, 2013) y hojas de *Gleditsia* sp. y de *Gleditsia allemanica* Heer, esta última del Plioceno de los Cáucasos (Herendeen *et al.*, 1992; Schnabel *et al.*, 2003). También para el Mioceno de China se mencionan hojas de *Gleditsia parajaponica* Guo y Zhou y *Gleditsia miosinensis* Hu y Chaney, similares a las actuales *Gleditsia japonica* Miq. y *Gleditsia sinensis* Lamarck (Guo y Zhou, 1992). En Europa no hay evidencias certeras atribuibles a *Gleditsia* (Schnabel *et al.*, 2003).

En la actualidad el género *Gleditsia* comprende 13–16 especies con amplia distribución en regiones subtropicales en Asia, Norte y Sudamérica. En general son árboles espinosos y caducifolios, habitan en bosques subtropicales y templados secos, bosques húmedos de tierras bajas y bosques pantanosos (Lewis *et al.*, 2005). *Gleditsia amorphoides*, endémica de Sudamérica, habita el norte de Argentina, sur de Brasil, Paraguay, Bolivia y Uruguay. En Argentina se la encuentra en las provincias de Salta, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Misiones y Santa Fe (Lewis *et al.*, 2005; Ulibarri, 2008; Zuloaga *et al.*, 2008) (Fig. 4.1). Su nombre común es "espina de Cristo" o "espina corona" y se caracteriza por ser un árbol mesoxerofítico que alcanza los 10 m de altura, formando parte del estrato arbóreo bajo en diferentes comunidades de los bosques higrófilos o de las selvas en las regiones del Parque Chaqueño, Mesopotamia y Yungas de Argentina (Burkart, 1952; Tortorelli, 2009). También habita los bosques del Chaco Húmedo, en los cuales forma parte del estrato intermedio de la selva (Martínez y Rodríguez-Brizuela, 2011; Franco y Brea, 2013), los Bosques Estacionales Secos Neotropicales (BSEN) (Mogni *et al.*, 2015) y bosques abiertos y quebrachales del Parque Nacional Mburucuyá (Vanni *et al.*, 2017).

Distribución geográfica y estratigráfica. Provincia de Salta, localidad Quebrada del Estanque, Formación Palo Pintado (Mioceno tardío).

Margocolporites constrictus sp. nov.
Figura 2.8–2.12

IFPNI urn:idName:fossilplants.info:species:9E1010F2-123F-CD4C-67D0-9FC57A4130A2
PFN002487 urn:lsid:plantfossilnames.org:act:2487

Derivación del nombre. El epíteto específico se refiere al carácter del margo constricto dominante en este tipo de palinomorfos.

Diagnosis. *Pollen grains isopolar, radiosymmetric, medium size, prolate to spheroidal prolate, subtriangular amb. Tricolpor(oid)ate, lalongate poroids. Long and broad colpus, constricted at the height of the poroid, with margo and apertural membrane. Semitectate, reticulate, heterobrochate exine. Lumina larger in mesocolpia becoming smaller towards the colpi.*

Diagnosis. Granos de polen isopolares, de simetría radial, tamaño mediano, prolatos a prolatos esferoidales, ámbito subtriangular. Tricolpor(oid)ados, poroides lalongados. Colpos largos y anchos, constrictos a la altura del poroide, con margo y membrana apertural. Exina semitectada, reticulada. Lúmenes de mayor tamaño en los mesocolpios que disminuyen hacia los colpos.

Material tipo. Holotipo, CTES-PMP 1967b: 146/11,5. Paratipo, CTES-PMP 1967d: 150/11,8.

Material referido. CTES-PMP 1967a: 141,5/16,51; 1967b: 139/15; 146,5/11,5; 1967d: 149/6; 1711a: 132/18; 145/11; 128/15; 2044: 143/15,2.

Descripción. Granos de polen isopolares, radiométricos, de 27–29 µm de eje polar y 19–26 µm de diámetro ecuatorial; tamaño mediano, prolato a prolato esferoidal, ámbito subtriangular. Tricolpor(oid)ados, poroides lalongados de 3–4,5 por 5–6 µm (alto por ancho). Colpos largos y anchos (5–8 µm) que llegan a los polos delimitando un pequeño apocolpio (5–6 µm), constrictos a la altura del poroide, con margo psilado (1,5–2 µm) y membrana apertural escabrada. Mesocolpios de 14–16 µm. Exina simplibaculada, semitectada, reticulada, heterobrochada, cuyo espesor es mayor en las áreas ecuatoriales (2–4,5 µm) y se adelgaza hacia las aperturas (2–2,5 µm). Muros de 0,5–0,7 µm y lúmenes de forma poligonal a subcircular (0,8–2,5 µm) que disminuyen desde los mesocolpios hacia los colpos, con columelas libres.

Observaciones. La especie tipo *Margocolporites tsukadae* difiere de la nueva especie por la forma oblata a suboblata de los granos, presencia de aperturas colporadas y retículo homobrochado. *Margocolporites constrictus* sp. nov. y *Margocolporites gleditsioides* sp. nov. comparten la presencia de colpos anchos con margo y membrana apertural, retículo con lúmenes que disminuyen desde los mesocolpios hacia los colpos y menor espesor de la exina bordeando las aperturas. *Margocolporites constrictus* sp. nov. se diferencia por la forma de los granos, mayor tamaño de los lúmenes del retículo y por las aperturas tricolpor(oid)adas con margo conspicuo. *Retitricolporites guianensis* Van der Hammen y Wymstra del Oligoceno–Mioceno de Guyana, es similar por la forma prolata, presencia de margo en los colpos, exina reticulada y espesor de la exina (Van der Hammen y Wymstra, 1964). Difiere por poseer aperturas tricolporadas, muros del retículo multicolumelar y mayor tamaño de los granos.

Rhoipites? *perprolatus* Rodríguez-Forero *et al.* del Eoceno de Colombia, si bien comparte el carácter de exina semitectada cuyo espesor decrece hacia las aperturas, se diferencia por ser tricolpado, ocasionalmente tricolporado y con lúmenes elongados en el sentido del eje polar que disminuyen hacia los apocolpios (Rodríguez-Forero *et al.*, 2012).

Bombapollis hectorii Pocknall del Oligoceno de Nueva Zelanda, comparte la forma prolata de los granos y retículo heterobrochado. Difiere por el mayor tamaño de los granos, las aperturas tricolporadas y la sexina suprareticulada con tectum perforado (Pocknall, 1982).

La comparación de los principales caracteres palinológicos de la nueva especie fósil con los del polen actual de las Fabaceae permitió establecer que presenta mayor similitud con el género *Parkinsonia*. Entre sus especies, los granos de polen de *Parkinsonia aculeata* y *Parkinsonia praecox* (Ruiz y Pav. *ex* Hook.) Hawkins comparten con la especie fósil los caracteres del retículo heterobrochado, lúmenes que decrecen hacia los colpos, con columelas libres y disminución del espesor de la exina hacia las aperturas. No obstante, se evidencia mayor afinidad con *P. aculeata* por la forma de los granos (prolato a prolato esferoidal) y las aperturas tricolpor(oid)adas (Tab. 2).

Es de destacar que las características palinológicas publicadas por Senesse (1980), Del Pino y Díez Dapena (1990), Trigo y García (1990), Halbritter *et al.* (1998) y Perveen y Qaiser (1998) sobre *P. aculeata* no son concordantes, pues se observa variabilidad en su descripción morfológica (forma y tamaño de los granos, tipo de aperturas y margo). Es así que los granos de polen han sido descriptos como oblatos a prolatos, con o sin margo y de tamaño pequeños, medianos o grandes (Tab. 2).

Hasta el momento no se citan registros paleobotánicos afines al género *Parkinsonia*.

El género *Parkinsonia* está representado por 11 especies de arbustos y árboles. Es originario de zonas áridas, semiáridas y subhúmedas, integra la vegetación de los matorrales tropicales estacionalmente secos, matorrales semiáridos, dunas costeras y planicie aluvial (Lewis *et al.*, 2005). En la Argentina crecen dos especies *Parkinsonia aculeata* y *Parkinsonia praecox*, ambas nativas (Zuloaga *et al.*, 2008). *Parkinsonia aculeata* es un árbol pequeño de 3 a 7 m de altura, conocido como “cina-cina” o “palo verde”, se dis-

TABLA 2. **Comparación entre las principales características palinológicas de *Margocolporites constrictus* sp. nov. y especies actuales afines.**

Especie fósil	Especie actual		Tamaño de los granos (µm)	Forma de los granos	Apertura	Exina
Margocolporites constrictus	-		P 27–29 E 19–26	Prolatos a prolatos esferoidales	Tricolpor(oid)ados, poroides lalongados (3 a 4,5 por 5–6 µm), colpos constrictos a altura de los poroides, margo de 1,5–2 µm, con membrana apertural escabrada.	2–4,5 µm de espesor. Semitectada, reticulada, heterobrochada. Lúmenes poligonales de 0,8 a 2,5 µm de diámetro que se reducen hacia los colpos. Lúmenes con columelas libres.
	Parkinsonia aculeata	PAL-CTES N° 7329	P 24–29 E 22–28	Prolatos a prolatos esferoidales	Tricolpor(oid)ados, poroides lalongados (2–4 por 3,5–4 µm), colpos largos, margo de 1,5–2 µm, con membrana apertural escabrada.	3–5 µm de espesor. Semitectada, reticulada, heterobrochada. Lúmenes poligonales de 1,5 a 2,5 µm de diámetro, algunos con columelas libres, disminuyen hacia los colpos.
		Buril *et al.* (2011)	P 22,9 (24,9) 27 E 20,8 (22,6) 24,4	Prolatos a prolatos esferoidales	Tricolporados, poros lalongados (4,5 por 6,2 µm).	3 µm de espesor. Lúmenes irregulares que disminuyen hacia los colpos.
		Del Pino y Díez Dapena (1990)	P 24 (26,6) 28 E 25 (29,7) 32	Oblatos esferoidales	Tricolporados, poros lalongados a rectangulares (8 por 9 µm), colpos con margo notorio y membrana apertural escabrada.	2–3 µm de espesor, en mesocolpios semi-tectada, reticulada, con lúmenes de 2–3 µm que disminuyen hacia los colpos y dan una superficie perforada. Muros de 1 µm grosor. Lúmenes con columelas libres.
		Halbritter *et al.* (1998)	P 26 a 50	Esferoidales	Tricolporados, poros subcirculares?, colpos largos con margo.	Reticulada, semitectada, heterobrochada, con lúmenes disminuyendo hacia los colpos. Columelas libres en los lúmenes.
		Perveen y Qaiser (1998)	P 23 (44,5) 48,5 E 23 (35) 47,5	Esferoidales a prolatos esferoidales	S/D.	Semitectada, reticulo heterobrochado, lúmenes de 1 a 1,5 µm de diámetro, con columelas libres.
		Senesse (1980)	P 31,6 (30) 33 E 28,9 (25,2) 31,4	Prolatos esferoidales a esferoidales	Tricolporados, poros lalongados poco visibles (4 µm de largo), colpos largos constrictos en zona ecuatorial con margo y membrana apertural.	2 a 2,4 µm de espesor, muros simplibacu-lados, lúmenes que disminuyen de tamaño hacia los colpos, con 1 a 2 con columelas libres.
		Trigo y García (1990)	P 26 (27,9) 30 E 16 (19,5) 28	Prolatos a prolato esferoidales	Tricolpor(oid)ados (5 por 8 µm) constricto en la parte central del colpo. Membrana apertural escabrada.	2 µm de espesor (sexina 1,5 a 2 veces más gruesa que la nexina). Semitectada, reticu-lada, heterobrochado muros lisos, lúmenes subcirculares de 2 µm de diámetro, infra-tectum columelado, se reducen hacia los colpos donde el tectum es perforado.
	Parkinsonia praecox	PAL-CTES N° 7540	P 23 (24) 25 E 21 (22) 24	Esferoidales	Tricolporados, poros subcirculares 4–7 µm. Colpos constrictos a altura de los poros, con margo de 1,5–2 µm. Membrana apertural escabrada.	1,8 µm de espesor (sexina 1,3 µm y nexina 0,5 µm). Semitectada, reticulada, hetero-brochada, lúmenes poligonales de 1,5 a 2,5 µm de diámetro que disminuyen hacia los colpos, con columelas libres.

Abreviaturas: **E,** Diámetro ecuatorial; **P,** Eje polar; **S/D,** Sin datos.

tribuye desde el sur de los Estados Unidos de América, México hasta Argentina. Se la encuentra en las provincias de Buenos Aires, Catamarca, Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, La Pampa, Salta, Santiago del Estero y Santa Fe (Fig. 4.2). Es una especie heliófila y pionera de las provincias fitogeográficas del Chaco, Espinal, Paranaense, Yungas y Monte. Común a orillas de los ríos, arroyos o aguadas, a menudo en terrenos bajos o a lo largo de cursos de ríos y también es capaz de soportar largos meses de sequía (Demaio *et al*., 2002; Ulibarri, 2008; Fabricante y Feitosa, 2010).

Distribución geográfica y estratigráfica. Provincia de Salta, localidad Quebrada del Estanque, Formación Palo Pintado (Mioceno tardío).

DISCUSIÓN

De acuerdo a las paleocomunidades establecidas por Galli *et al*. (2011) para la Formación Palo Pintado, *Parihiatus aquaticus* sp. nov. formaba parte de la vegetación acuática dulceacuícola y/o palustre acompañada por integrantes de Cabombaceae, Cyperaceae, Haloragaceae, Hydrocharitaceae, Mayacaceae, Onagraceae, Sparganiaceae y Equisetaceae junto a las algas verdes. Por otra parte, *Margocolporites gleditsioides* sp. nov. y *Margocolporites constrictus* sp. nov. conformaban con otras especies de Fabaceae, Myrtaceae, Asteraceae, Polypodiopsida y Bryophyta *sensu lato* los bosques higrófilos y/o en galería (Galli *et al*., 2011; Mautino *et al*., 2017). *Margocolporites gleditsioides* sp. nov. además habría integrado la paleoflora antecesora de los actuales BSEN.

Pontederia

Los registros fósiles más antiguos vinculados a *Pontederia* coinciden con la edad del grupo troncal del clado de las Pontederiaceae, basada en datos moleculares y estimada para el Turoniano tardío–Coniaciano temprano (89 Ma) por Janssen y Bremer (2004). Givnish *et al.* (2018) llegan a los mismos resultados y establecen que la tasa de diversificación de las Pontederiaceae se mantuvo baja y constante desde su origen. El registro fósil de *Pontederia*, con amplia distribución geográfica y cronoestratigráfica, es escaso hasta el momento (Fig. 3), probablemente a que en general, las monocotiledóneas (grupo al que pertenece *Pontederia*) con relación a las dicotiledóneas presentan menor representación en las floras actuales y fósiles (Taylor *et al*., 2009). Además, el polen de las monocotiledóneas es frecuentemente difícil de diferenciar de algunas Magnoliidae, incluso de las algas, y su baja producción por el tipo de polinización entomófila que presentan (Jarzen, 1979; Van Geel y Grenfell, 1996; Friis *et al*., 2011), constituyen una serie de elementos que dificultan su representación fósil e identificación.

Las especies de la familia Pontederiaceae, al igual que la de muchas otras de hábitos acuáticos, tienen actualmente una amplia distribución geográfica con taxones ocupando áreas disyuntas. Con muy pocas excepciones el clado basal de la familia se encuentra limitado al nuevo mundo (Barrett y Graham, 1997). Se postula que, en el Eoceno temprano, *Pontederia* tuvo una distribución exclusivamente tropical desde Sudamérica hasta Norteamérica a través de Centroamérica. Desde el Eoceno tardío al Plioceno temprano, porciones de Centroamérica estuvieron inundadas con eventos de ascenso y descenso, por lo que en este escenario la especiación habría tenido lugar en áreas aisladas (Hernández, 2007). Eckenwalder y Barrett (1986) basados en estudios filogenéticos, señalan que los taxones norteamericanos parecen ser morfológicamente más apomórficos en comparación con los de regiones tropicales de Sudamérica, lo que sugiere que podrían haber migrado hacia el norte en el Mioceno a través de contactos intercontinentales.

Eckenwalder y Barrett (1986) y Barrett y Graham (1997) proponen también que Sudamérica podría haber sido su centro de origen y que se habrían dado eventos de dispersión a larga distancia hacia África a través del océano Atlántico, ocurridos en varias oportunidades y separados en el tiempo. La colonización y explotación de los nuevos ambientes posiblemente se vio favorecida por sus exitosas estrategias reproductivas como son la propagación vegetativa y la dispersión de semillas a través de las patas de aves migratorias (Barrett y Graham, 1997). Por lo tanto, la hipótesis de considerar a Sudamérica como centro de origen de las Pontederiaceae está respaldada por la filogenia, la apomorfía de las especies norteamericanas con respecto a las sudamericanas (Eckenwalder y Barrett, 1986; Barrett y Graham, 1997) y por la diversidad de especies concentradas principalmente en Sudamérica. No obstante ello, se debe considerar que los fósiles más antiguos en América (Cretácico) provienen del norte, siendo los de este trabajo los primeros citados para Sudamérica y Argentina en particular.

Gleditsia

Los registros fósiles están representados a partir del polen, hojas y leños con amplia distribución geográfica (Fig. 4.1). Los más certeros provienen del Mioceno de América y Asia.

Un análisis filogenético de los géneros hermanos *Gleditsia* y *Gymnocladus* Lamarck basados en datos moleculares y morfológicos plantean que ambos taxones se habrían originado en el este de Asia durante el Eoceno temprano (Herendeen *et al.*, 1992; Schnabel *et al.*, 2003).

Según Schnabel *et al.* (2003) para *Gleditsia* se reconoce un evento de disyunción entre Asia oriental y Norteamérica, y una inusual disyunción entre Asia y Sudamérica. *Gleditsia amorphoides* posee una distribución disyunta con respecto a las demás especies y forma un clado basal con dos especies del este de Asia (*Gleditsia sinensis* Lamarck, de China y *Gleditsia rolfei* Vidal, de Taiwán) del cual divergieron las demás especies del género. El origen de esta disyunción florística actual es pobremente conocido y poco estudiado. Son dos las hipótesis que pretenden explicar la distribución sudamericana de *Gleditsia amorphoides* respecto del lugar de origen, una de ellas aduce que el ancestro de esta especie podría haber llegado por dispersión a larga distancia a través del océano Pacífico durante el Mioceno, seguido de un evento de especiación condicionado por el aislamiento de Sudamérica durante el Cenozoico. La otra explica que habría ocurrido a través del estrecho de Bering, dispersándose por Norteamérica hasta Sudamérica, donde las especies ancestrales de *Gleditsia* se habrían extinguido y sus representantes actuales provendrían de una segunda radiación que viene de Asia. Dada esta última situación, Martínez y Rodríguez-Brizuela (2011) plantean otra alternativa paleobiogeográfica como un posible origen sudamericano del género *Gleditsia* en el Paleógeno, donde los ancestros (filiados con *Gleditsia amorphoides*) habrían migrado desde Sudamérica hacia Norteamérica y así llegar a Asia. Las especies norteamericanas pudieron haberse extinguido y a partir de una nueva diversificación de las especies asiáticas, ocurrida probablemente en el Neógeno, habrían vuelto a radiar y colonizar Norteamérica. El lugar basal que ocupa *Gleditsia amorphoides* en el clado, su distribución endémica en Sudamérica y los fósiles citados para Argentina (dos leños del Mioceno/Plioceno y Pleistoceno), junto a la nueva especie de palinomorfos (*Margocolporites gleditsioides* sp. nov.) darían sustento a la hipótesis evolutiva enunciada por Martínez y Rodríguez-Brizuela (2011).

Parkinsonia

Lavin *et al.* (2005) señalan que las primeras Fabaceae aparecen durante el Paleoceno tardío/Eoceno temprano (56 Ma), las subfamilias Caesalpinioideae, Mimosoideae y Papilionoideae así como otros clados taxonómicamente grandes dentro de ellas, comenzarían a diferenciarse entre los 55 y 50 Ma y el clado que integra *Parkinsonia aculeata* hace 40,3 Ma (Eoceno). Por lo tanto, *Margocolporites constrictus* sp. nov. constituye el primer taxón fósil afín a *Parkinsonia aculeata* reconocido en el Mioceno tardío (Fig. 4.2).

CONCLUSIÓN

En el presente trabajo se propone la enmienda del género *Margocolporites* Ramanujan, 1966 *ex* Srivastava, 1969 *emend.* y se dan a conocer tres nuevas especies fósiles: *Parihiatus aquaticus* sp. nov. (afín a *Pontederia* spp.), *Margocolporites gleditsioides* sp. nov. (afín a la especie actual *Gleditsia amorphoides*, Fabaceae) y *Margocolporites constrictus* sp. nov. (afín a la especie actual *Parkinsonia aculeata*, Fabaceae).

Los mencionados taxones que integran la palinoflora de la Formación Palo Pintado (aflorante en la localidad Quebrada del Estanque, en la provincia de Salta) constituyen las primeras citas de polen para Sudamérica en el lapso Cretácico–Pleistoceno. Además amplían el escaso registro paleobotánico de taxones fósiles afines a los géneros actuales *Pontederia*, *Gleditsia* y *Parkinsonia* y señalan para el noroeste de Argentina una distribución geográfica coincidente con el área de distribución nativa de las especies actuales afines.

El registro polínico fósil de *Parihiatus aquaticus* sp. nov., *Margocolporites gleditsioides* sp. nov. y *Margocolporites constrictus* sp. nov. demuestra que los antecesores de *Pontederia* spp., *Gleditsia amorphoides* y *Parkinsonia aculeata* ya estuvieron integrando la vegetación del Mioceno de la región.

Finalmente, este trabajo aporta nuevos elementos a la paleoflora del noroeste argentino acrecentando el conocimiento de la historia evolutiva de las Fabaceae y Pontederiaceae, en especial al considerar las hipótesis de que Sudamérica podría ser el centro de origen de *Gleditsia amorphoides* y *Pontederia.*

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. K. Murphy de la Universidad de Glasgow, Escocia por la colaboración en los datos de distribución actual de Pontederiaceae. También se extiende un particular reconocimiento al Comité Editorial de la PE-APA y a los revisores anónimos por sus valiosas sugerencias que contribuyeron a mejorar el manuscrito. El presente trabajo se realizó bajo el marco del Proyecto "Paleovegetación y Paleoambiente de la Formación Palo Pintado, Neógeno del Norte de Argentina", Resolución 970/16 (PI 16F008), Universidad Nacional del Nordeste; y del Proyecto de Cooperación Internacional "Surface processes, Tectonics and Georesources: The Andean foreland basin of Argentina" (StRaTEGy) 3436/2015 CONICET, Resolución 0545/16. Finalmente, se agradece al Prof. A. B. Doweld por su ayuda nomenclatural en la registración de las especies.

REFERENCIAS

Acevedo, T. L., Anzótegui, L. M. y Mautino, L. R. (1998). Análisis palinológico preliminar de la Formación Palo Pintado (Mioceno superior), en Quebrada del Estanque. Salta, Argentina. *Reunión de Comunicaciones Científicas y Técnicas de la Universidad Nacional del Nordeste* (pp. 15–18). Resistencia.

Acevedo, T. L., Mautino, L. R., Anzótegui, L. M. y Cuadrado, A. (1997). Estudio palinológico de la Formación Palo Pintado (Mioceno superior) Provincia de Salta, Argentina. Parte II: Esporas. *Geociencias*, *2*, 112–120.

Angiosperm Phylogeny Group. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and familia of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *181*(1), 1–20.

Anzótegui, L. M. (2006). *Paleofloras del Mioceno en los Valles Calchaquíes, Noroeste de Argentina* [Tesis doctoral inédita]. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste.

Anzótegui, L. M. y Cuadrado, G. (1996). Palinología de la Formación Palo Pintado, Mioceno superior, provincia de Salta, República Argentina. Parte 1. Taxones nuevos. *Revista Española de Micropaleontología*, *28*(3), 77–92.

Anzótegui, L. M., Garralla, S. S., Mautino, L. R. y Prado, D. (2019). Evolución de Bosques estacionales secos Neotropicales, Chaco y Cerrado en el Neógeno del Centro-Norte de Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, *19*(1), 7–17.

Arbo, M. M., Lopez, G., Schinini, A. y Piezko, G. (2002). Las plantas hidrófilas. En M. M. Arbo y S. G. Tressens (Eds.), *Flora del Iberá* (pp. 9–110). Editorial de la Universidad Nacional del Nordeste.

Barreda, V. D. (1997). Palynomorph assemblage of the Chenque Formation Late Oligocene–Miocene from Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. Part 3. Polycolpate and tricolporate pollen. *Ameghiniana*, *34*(2), 131–144.

Barrett, S. C. H. y Graham, S. W. (1997). Adaptive radiation in the aquatic plant family Pontederiaceae: insights from phylogenetic analysis. En T. J. Givnish y J. K. Sytsma (Eds.), *Molecular Evolution and Adaptive Radiation* (pp. 225–258). Cambridge University Press.

Bona, P., Starck D., Galli, C., Gasparini, Z. y Reguero, M. (2014). *Caiman* cf. *latirostris* (Alligatoridae, Caimaninae) in the Late Miocene Palo Pintado Formation, Salta Province, Argentina: Paleogeographic and Paleoenvironmental considerations. *Ameghiniana*, *51*(1), 26–36.

Buril, M. T., Alves, M. y Assis Ribeiro dos Santos, F. de. (2011). Tipificação polínica em Leguminosae de uma área prioritária para conservação da Caatinga: Caesalpinioideae e Papilionoideae. *Acta Botanica Brasilica*, *25*(3), 699–712.

Burkart, A. (1952). *Las Leguminosas argentinas, silvestres y cultivadas*. (2da ed.). Acme.

CABI. (2019). *Compendio de especies invasoras, Wallingford, Reino Unido: CAB International*. Recuperado el 18 de octubre 2019 de https://www.cabi.org/isc.

Coiffard, C. y Mohr, B. A. R. (2018). Cretaceous tropical Alismatales in Africa: diversity, climate and evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *188*(2), 117–131.

Cook, C. D. K. (1998). Pontederiaceae. En K. Kubitzki (Ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering plants: Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)* (vol. 4, pp. 395–403). Springer Verlag.

Corbett, S. L. (2004). *The middle Miocene Alum Bluff flora, Liberty County, Florida.* University of Florida.

Coutand, I., Carrapa, B., Deeken, A., Schmitt, A., Sobel, E. y Strecker, M. (2006). Propagation of orographic barriers along an active range front: Insights from sandstone petrography and detrital apatite fission-track thermochronology in the intramontane Angastaco basin, NW Argentina. *Basin Research*, *18*(1), 1–26.

Del Pino, J. A. y Díez Dapena, M. J. (1990). Aportación a la palinología de plantas ornamentales de la ciudad de Sevilla. *Lagascalia*, *16*(2), 291–309.

Demaio, P., Karlin, U. O. y Medina, M. (2002). *Árboles nativos del centro de Argentina*. Literature of Latin America.

DRYFLOR. (2016). Plant diversity patterns and their conservation implications in neotropical dry forests. *Science*, *353*(6306), 1383–1387.

Eckenwalder, J. E. y Barrett, S. C. H. (1986). Phylogenetic Systematics of Pontederiaceae. *Systematic Botany*, *11*(3), 373–339.

El-Amier, Y. A. (2015). Morphological studies of the pollen grains for some hydrophytes in coastal Mediterranean lakes, Egypt. *Egyptian Journal of Basic and Applied Sciences*, *2*(2), 132–138.

Fabricante, J. R. y Feitosa, S. S. (2010). *Parkinsonia aculeata* L. *Agropecuária Científica no Semi-Árido*, *6*(2), 1–13.

Fagúndez, G. (2003). Diagnosis polínica de especies características de mieles "de isla" de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, *5*(2), 351–361.

Fernández-Pacella, L., Anzótegui, L. M. y Horn, Y. M. (2013). Caesalpinoideae Fabaceae. En S. M. Pire, L. M. Anzótegui y G. A. Cuadrado (Eds.), *Flora Polínica del Nordeste Argentino* (pp. 71–87). Editorial de la Universidad Nacional del Nordeste.

Flores F. F. y Sánchez A. C. (2010). Primeros resultados de la caracterización botánica de mieles producidas por *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponinae) en Los Naranjos, Salta, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, *45*(1–2), 81–91.

Franco, M. J. y Brea, M. (2010). *Microlobiusxylon paranaensis* gen. nov. et sp. nov. (Fabaceae–Mimosoideae) from the Pliocene–Pleistocene of Ituzaingó Formation, Paraná Basin, Argentina. *Revista Brasileira de paleontologia*, *13*(2), 103–114.

Franco, M. J. y Brea, M. (2013). Leños fósiles de Leguminosas de la Formación Ituzaingó, Entre Ríos, Argentina: Implicancias paleoecológicas y paleogeográficas. *Ameghiniana*, *50*(2), 167–191.

Friis, E. M., Crane, P. R. y Pedersen, K. R. (2011). Fossils of monocots. En E. M. Friss, P. R. Crane y K. R. Pedersen (Eds.), *Early flowers and angiosperm evolution* (pp. 249–274). Cambridge University Press.

Galli, C. I., Alonso, R. N., Coira, B. L., Barrientos, A., Villalba Ulberich, J. P., Herrera Oviedo, P. y Constantini, O. E. (2019). Los depósitos del Mioceno superior en Cordillera Oriental, provincias de Salta y Jujuy. Capítulo I–Mioceno. En N. Naif, G. Esteban, J. Chiesa, A. Zurita y S. Georgieff (Eds.), *Mioceno al Pleistoceno del centro y norte de Argentina* (pp. 207–228). Opera Lilloana 52 de la Fundación Miguel Lillo.

Galli, C. I., Anzótegui, L. M., Horn, M. Y. y Morton, L. S. (2011). Paleoambiente y Paleocomunidades de la Formación Palo Pintado (Mioceno–Plioceno), provincia de Salta, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, *28*(1), 161–164.

Galli, C. I., Ramírez, A., Barrientos, C., Reynolds, J., Viramonte, J. G. y Idleman, B. (2008). Estudio de proveniencia de los depósitos del Grupo Payogastilla (Mioceno Medio Superior) aflorantes en el río Calchaquí, provincia de Salta, Argentina. *Actas del 17° Congreso Geológico Argentino* (pp. 353–354). San Salvador de Jujuy.

García Murcia, Y. (2011). *Flora palinológica de los humedales de los Departamentos de Córdoba y César (Caribe Colombiano) y sus implicancias en las reconstrucciones paleoecológicas* [Tesis de maestría inédita]. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.

GBIF. (2019). *Global Biodiversity Information Facility*. Recuperado el 13 de agosto de 2019 de https://www.gbif.org.

Givnish, T. J., Zuluaga, A., Spalink, D., Soto Gomez, M., Lam, V. K. Y., Saarela, J. M., Sass, C., Iles, W. J. D., Lima de Sousa, D. J., Leebens-Mack, J., Chris Pires, J., Zomlefer, W., Gandolfo, M. A., Davis, J., Stevenson, D. E., Pamphilis, C., Specht, Ch. D., Graham, S. W., Barrett, C. F. y Ané, C. (2018). Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multigene analyses, and a functional model for the origin of monocots. *American Journal of Botany*, *105*(11), 1–23.

Graham, A. (1999). *Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation*. Oxford University Press.

Graham, S. W. y Barrett, S. C. H. (1995). Phylogenetic systematics of Pontederiales: implications for breeding system evolution. En P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler y C. J. Humphries (Eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution* (pp. 415–441). Royal Botanic Gardens.

Guo, S. X. y Zhou, Z. K. (1992). The megafossil legumes from China. En P. S. Herendeen y D. L. Dilcher (Eds.), *Advances in legume systematics, part 4, the fossil record* (pp. 207–223). Royal Botanic Gardens.

Halbritter, H., Ulrich, S., Grimsson, F., Weber, M., Zetter, R., Hesse, M., Buchner, R., Svojtka, M. y Frosch-Radivo, A. (1998). *Illustrated Pollen Terminology* (2da ed). Springer.

Hekel, H. (1972). Pollen and spore assemblages from Queensland tertiary sediments. *Geological Survey of Queensland*, *355*, 1–31.

Herendeen, P. S. (1992). The fossil history of the leguminosae from the Eocene of southeastern North America. En P. S. Herendeen y D. L. Dilcher (Eds.), *Advances in Legume Systematics*, *Part 4. The fossil Record* (pp. 85–160). The Royal Botanic Gardens.

Herendeen, P. S., Crepet, W. L. y Dilcher, D. L. (1992). The fossil history of the leguminosae: Phylogenetic and Biogeographic implication. En P. S. Herendeen y D. L. Dilcher (Eds.), *Advances in Legume Systematics*, *Part 4. The fossil Record* (pp. 303–316). The Royal Botanic Gardens.

Hernández, M. C. (2007). *Estudio de especies de* Thrypticus *(Insecta, Diptera, Dolichopodidae) asociadas con* Eichhornia crassipes *y otras Pontederiáceas en América del Sur* [Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires]. Recuperado de https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/download/tesis/tesis_n4081_Hernandez.pdf

Hollick, A. (1929). New species of fossil plants from the Tertiary shales near De Beque, Colorado. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, *56*(2), 93–96.

Horn, Y. M. (2014). *Palinofloras de las Formaciones El Morterito y Palo Pintado (Mioceno superior-Plioceno inferior), noroeste de Argentina* [Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata]. Recuperado de http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/44164

Janssen, T. y Bremer, K. (2004). The age of major monocot groups inferred from 800+ *rbcL* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *146*(4), 385–398.

Jarzen, D. M. (1978). Some maestrichtian palynomorphs and their phytogeographical and paleoecological implications. *Palynology*, *2*(1), 29–38.

Jarzen, D. M. (1979). Zygospores of Zygnemataceae in the Paleocene of southern Saskatchewan (Canadá). *Review of Palaeobotany and Palynology*, *28*(1), 21–25.

Jarzen, D. M., Corbett, S. L. y Manchester, S. R. (2010). Palynology and paleoecology of the Middle Miocene Alum Bluff flora, Liberty County, Florida, USA. *Palynology*, *34*(2), 261–286.

Lavin, M., Herendeen, P. S. y Wojciechowski, M. F. (2005). Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during Tertiary. *Systematic Biology*, *54*(4), 530–549.

Lewis, G., Schrire, B., Mackinder, B. y Lock, M. (2005). *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens.

Lutz, A. I. y Martínez, L. C. A. (2007). Nuevo género y especie de liana del Mioceno Superior (Formación Palo Pintado), provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana*, *44*(1), 205–213.

Macko, S. (1957). *Lower Miocene pollen flora from valley Klodnica near Gliwice*. Wroclaw.

Mai, D. H. y Walther, H. (1978). Die Floren der Haselbacher Serie im Weiesselster-Beckeün (Bezirk Leipzig, DDR). *Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden*, *28*, 1–200.

Mai, D. H. y Walther, H. (1985). Die obereozanen Floren des Weisselster-Beckens (Bezirk Leipzig, DDR). *Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden*, *33*, 1–220.

Martínez, L. C. A. y Rodríguez-Brizuela, R. (2011). *Gleditisioxylon riojana* nov. sp. en el Neógeno de Argentina: sus relaciones paleoambientales y biogeográficas. *Geobios*, *44*(5), 461–472.

Mautino, L. R. (2007). Clorophyta de los valles Calchaquíes (Mioceno medio y superior) Argentina. *Revista española de Micropaleontología*, *39*(1–2), 81–102.

Mautino, L. R. y Anzótegui, L. M. (2014). Novedades palinológicas en las formaciones San José y Chiquimil (Mioceno medio y superior) noroeste de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales n. s.*, *16*, 143–164.

Mautino, L., Garralla, S., Anzótegui, L. M., Galli, C. y Ramírez, F. (2017). Palinoflora de la secuencia basal de la Formación Palo Pintado (Mioceno Tardío- Plioceno) en la localidad Quebrada del Estanque, Salta, Argentina. *Actas del 20° Congreso Geológico Argentino y 4° Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina* (pp. 62–64). San Miguel de Tucumán.

Mautino, L., Garralla, S. y Farrell, E. E. (2019). Novedades polínicas de Fabaceae y Pontederiaceae del Mioceno Tardío de la Formación Palo Pintado, Argentina. *5° Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina* (pp. 143–145). San Salvador de Jujuy.

Mogni, V. Y., Oakley, L. J., Maturo, H. M., Galetti, L. A. y Prado, D. E. (2015). Biogeografía y Florística de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN). *OKARA: Geografia em debate*, *9*(2), 275–296.

Muller, J. (1981). Fossil pollen records of extant angiosperms. *The Botanical Review*, *47*(1), 1–142.

Nilsson, S. y Praglowski, J. (1992). *Erdtman's Handbook of Palynology* (2da ed). Munksgaard.

Patil, G. V. y Singh, R. B. (1978). Fossil *Eichhornia* from the Eocene Deccan Intertrappean beds, India. *Palaeontographica B*, *167*(1–3), 1–7.

Pellegrini, M. O. O., Horn, Ch. N. y Almeida, R. F. (2018). Total evidence phylogeny of Pontederiaceae (Commelinales) sheds light on the necessity of its recircumscription and synopsis of *Pontederia* L. *PhytoKeys*, *108*, 25–83.

Perveen, A. (1999). A palynological survey of aquatic flora of Karachi-Pakistan. *Turkish Journal of Botany*, *23*(5), 309–317.

Perveen, A. y Qaiser, M. (1998). Pollen Flora of Pakistan - X. Leguminosae (Subfamily: Caesalpinioideae). *Turkish Journal of Botany*, *22*(3), 145–150.

Pflanzl, G. (1956). Das Alter der Braunkohlen des Meissners der Flöze 2 und 3 des Hirschberges und eines benachbarten Kohlenlagers bei Laudenbach. *Notizblatt des Hessichen Landesamtes fur Bodenforschung zu Wiesbaden*, *84*, 232–244.

Phillips, P. P. y Félix, C. J. (1972). A study of lower and middle Cretaceous spores and pollen from the southwestern United States. II. Pollen. *Pollen et spores*, *13*(2), 447–473.

Pocknall, D. T. (1982). Palynology of late Oligocene Pomahaka Estuarine Bed sediments, Waikoikoi, Southland, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, *20*(3), 263–287.

Pujana, R. P., Martínez, L. C. A. y Brea, M. (2011). El registro de maderas fósiles de Leguminosae de Sudamérica. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales n. s.*, *13*(2), 183–194.

Punt, W., Hoen, P. P., Blackmore, S., Nilsson, S. y Le Thomas, A. (2007). Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Paleobotany and Palynology*, *143*(1–2), 1–81.

Ramanujan, C. G. K. (1966). Palynology of the Miocene lignite from South Arcot district, Madrás, India. *Pollen Spores*, *8*, 149–204.

Raven, P. H. y Polhill, R. M. (1981). Biogeography of Leguminosae. En R. M. Polhill y P. H. Raven (Eds.), *Advances in legume systematics, part 1* (pp. 27–34). Royal Botanic Gardens.

Ressayre, A. (2001). Equatorial apertura pattern in monocots: same definition rules as in eudicots? The example of two species of Pontederiaceae. *International Journal of Plants Sciences*, *162*(6), 1219–1224.

Robledo, J. M. (2017). *Icnología de las asociaciones planta-insecto de paleofloras de las formaciones San José (Mioceno medio), Chiquimil y Palo Pintado (Mioceno tardío) de los valles Calchaquíes* [Tesis doctoral inédita]. Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste.

Robledo, J. M., Horn, M. Y., Galli, C. I. y Anzótegui, L. M. (2020). Inferencias paleoclimáticas para el Mioceno tardío en la cuenca de Angastaco basadas en el análisis fisionómico foliar: Formación Palo Pintado, Salta, Argentina. *Andean Geology*, *47*(2), 418–429.

Rodríguez-Forero, G., Oboh-Ikuenobeb, F. E., Jaramillo-Muñoz, C., Rueda-Serranoa, M. J. y Cadena-Ruedac, E. (2012). Palynology of the Eocene Esmeraldas Formation, Middle Magdalena Valley Basin, Colombia. *Palynology*, *36*(sup. 1), 96–111.

Salgado, C. R. (2006). *Flora melífera de la provincia de Chaco*. PROSAP y Ministerio de Producción del Chaco.

Sardar, A. A., Perveen A. y ZaheerR-Ud-Din, K. (2013). A Palynological survey of wetland plants of Punjab, Pakistán. *Pakistan Journal of Botany*, *45*(6), 2131–2140.

Schnabel, A., Mc Donel, P. E. M. y Wendel, J. F. (2003). Phylogenetic relationships in *Gleditsia* (Leguminosae) based on ITS sequences. *American Journal of Botany*, *90*(2), 310–320.

Senesse, S. (1980). Palynologia Madagassica et Mascarenica. *Pollen et Spores*, *22*(3–4), 357–423.

Sousa, D. J. L., Almeida Campelo, M. J. y Matías, L. Q. (2018). Flora do Ceará: Pontederiaceae. *Rodriguésia*, *69*(4), 1641–1657.

Srivastava, S. K. (1969). Some angiosperm pollen from the Edmonton Formation (Maestrichtian), Alberta, Canada. En H. Santapau, A. K. Ghosh, S. Chanda, S. K. Roy y S. K. Chaudhuri (Eds.), *Journal Sen Memorial Yolume* (pp. 47–67). Botanical Society of Bengal.

Srivastava, S. K. (1972). Some spores and pollen from the Paleocene Oak Hill member of the Naheola Formation, Alabama (U.S.A.). *Review of Palaeobotany and Palynology*, *14*(3–4), 217–285.

Stevens, P. F. (2001). *Angiosperm Phylogeny Website*. Recuperado el 14 de Julio de 2018 de http://www.mobot.org/MOBOT/research/ APweb/

Taylor, T. N., Taylor, E. L. y Krings, M. (2009). *Paleobotany. The Biology and Evolution of fossil plants*. Elsevier.

Tortorelli, L. (2009). *Maderas y Bosques Argentinos*. Orientación Gráfica.

Trigo, M. M. y García, I. (1990). Morfología polínica de plantas ornamentales: Leguminosas. *Acta Botánica Malacitana*, *15*, 45–68.

Tschudy, R. H. (1961). Palynomorphs as indicators of facies environments in upper Cretaceous and lower Tertiary strata, Colorado and Wyoming. *16th Annual Field Conference Guidebook, Symposium on Late Cretaceous Rocks, Wyoming and Adjacent Areas* (pp. 53–59). Casper.

Ulibarri, E. A. (2008). Los géneros de Caesalpinioideae (Leguminosae) presentes en Sudamérica. *Darwiniana*, *46*(1), 69–163.

Van der Hammen, T. y Wymstra, T. A. (1964). A Palynological study on the Tertiary and Upper Cretaceous of British Guiana. *Leidse Geologische-Mededelingen*, *30*(1), 184–240.

Van Geel, B. y Grenfell, H. R. (1996). Spores of Zygnemataceae. En J. Y. Jansonius y D. C. McGregor (Eds.), *Palynology: principles and applications* (pp. 173–179). American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation.

Vanni, R. O., Davalos, C. M. y Gisbert, M. N. (2017). Fabaceae. En M. Dematteis y M. S. Ferrucci (Eds.), *Las plantas vasculares del Parque Nacional Mburucuyá: nombres vernáculos y usos* (pp. 112–120). Instituto Botánico del Nordeste.

Volkheimer, W. y Melendi, L. M. (1976). Palinomorfos como fósiles guía. Técnicas de laboratorio palinológico. *Revista minera de Geología y Mineralogía*, *34*, 19–30.

Wilde, V. (1989). Untersuchungen zur Systematik der Blattreste aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt (Hessen, Bundesrepublik Deutschland). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, *115*, 1–213.

Wodehouse, R. P. (1932). Tertiary pollen I. Pollen of the living representatives of the Green River flora. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, *59*(6), 313–340.

Wojciechowski, M. F. (2003). Reconstructing the phylogeny of legumes (Leguminosae): An early 21st century perspective. En B. B. Klitgaardandy y A. Bruneau (Eds.), *Advances in legume systematics, part 10, Higher level systematics* (pp. 5–35). Royal Botanic Gardens.

Ybert, J. -P., Bove, C. P. y Araujo Carvalho, M. de. (2017). *Esporos e grãos de pólen de plantas aquáticas da planície costeira do sudeste do Brasil. Museu Nacional Série Livros Digital 7*. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Zuloaga, F. O., Morrone, O. y Belgrano, M. J. (2008). *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. Recuperado el 8 de setiembre 2019 de http://www.darwin.edu.ar/ Proyectos/FloraArgentina/fa.htm.

Nota Editorial: Tanto este trabajo como los actos nomenclaturales que contiene han sido registrados en International Fossil Plant Names Index y Plant Fossil Names Database. Este trabajo está permanentemente archivado en Internet Archive.

[IFPNI] LSID urn:lsid:fossilplants.info:publication:50D65529-72DB-F64D-9EB3-24915CF7D5C9

[PFN] LSID urn:lsid:plantfossilnames.org:ref:928

doi: 10.5710/PEAPA.15.10.2020.333

Recibido: 20 de julio 2020

Aceptado: 15 de octubre 2020

Publicado: 21 de abril 2021